Aus der Österreichischen Akademie der Wissenschaften
mit Unterstützung der Stiftung Volkswagenwerk

# Klimaeinflüsse auf Fruchtbarkeit, Wachstum und Verbreitung des Igels in Mittel- und Nordeuropa

Von WALTER PODUSCHKA und CHRISTL PODUSCHKA

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-naturw. Klasse am 24. Juni 1983 durch das korr. Mitglied F. SCHALLER)

## Einleitung

Wieweit Klimaschwankungen dazu beitragen können, neue ökologische Nischen für ein anpassungsfähiges Tier zu eröffnen, soll hier am Beispiel des Igels in zwei breitenmäßig sehr verschiedenen Großbiotopen erläutert werden. Obwohl dazu zwei durchaus verschiedene Feststellungen, nämlich in Mitteleuropa die zunehmende Häufigkeit von Spätwürfen im Herbst und in Finnland die Tatsache der Ausbreitung des Igels nach Norden, zum Anlaß genommen wurden, stehen sie doch insofern in ursächlichem Zusammenhang, als sie beide durch den gleichen Faktor, nämlich durch die Verlängerung des warmen Herbstwetters, ermöglicht bzw. begünstigt werden.

## Material und Methode

Untersuchungen an Totmaterial finnischer Igel (Crania und Bälge) konnten im August 1982 in den Sammlungen von Oulu und Helsinki durchgeführt werden, wobei insgesamt 91 Schädel vermessen wurden (74 in Helsinki und 17 in Oulu). In Finnland lebt ausschließlich *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758. Die Angaben über die Populationsdynamik der finnischen Igel sind den Arbeiten von KRISTOFFERSSON et al. (1966), KRISTOFFERSON et al. (1977) und KRISTIANSSON (1981) entnommen, wobei die erstgenannte Arbeit durch eine Verbreitungskarte aus dem Jahre 1952 den Bearbeitungszeitraum noch weiter ausdehnt.

In Mitteleuropa lebt sowohl *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758, als auch *Erinaceus concolor roumanicus* Barr.-Hamilton, 1900. Zur Vertiefung des Wissens von der Biologie der mitteleuropäischen Igel werden in Wien seit 21 Jahren praktische Untersuchungen an lebenden Igeln mit verschiedenen Fragestellungen durchgeführt, u. a. über Fortpflanzung, Verhalten, Wachstum, Zahnprobleme, Parasitologie und speziell auch die Möglichkeiten ihres Schutzes.

---

Seit gut 15 Jahren werden Bemühungen unternommen, die im Mitt- bis Spätherbst geborenen Jungigel durch Aufnahme und Auffüttern im Hause über den Winter zu bringen. Dem Naturschutzgesetz gemäß werden sie im nächsten Frühjahr ausgesetzt (PODUSCHKA et al. 1977; PODUSCHKA 1982). Laufende Kontrollen in verschiedenen Teilen Mitteleuropas bewiesen, daß sich diese ausgesetzten Tiere in freier Natur sofort zurechtfinden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Dadurch erhalten wir jeweils im Herbst nicht nur Hunderte meist mit Endoparasiten verseuchte Kleinigel, sondern können anhand ihrer Körperentwicklung, des Stadiums ihres Stachelwechsels (PODUSCHKA, 1969; KRATOCHVIL 1974) und des Zahnwechsels und aufgrund von mehr als zwanzigjähriger Erfahrung aus planmäßiger Aufzucht verschiedener Erinaceinen etwa auf die Woche genau ihr Geburtsdatum ermitteln.

## A. Zweitwürfe von Igeln in Mitteleuropa

Nach früheren Angaben (STEIN, 1929; HERTER, 1933, 1938; ALLANSON, 1934; DEANSLEY, 1934; STIEVE, 1949) kann es in Mittel- und Westeuropa wohl zu zwei Würfen im Jahr kommen, doch wären diese längstens um Ende September zu erwarten, da das Ende der Paarungszeit bisher mit Mitte bis höchstens Ende August angegeben wurde. Die Tragzeit eines Igels beträgt normalerweise 35 Tage. Die Angabe von HERTER (1933) mit 35 bis 42 Tagen können wir nur für die erstgenannte Zahl bestätigen.

In den letzten 20 Jahren konnten indessen in Österreich wie in Deutschland in steigendem Maße Würfe gegen Ende September, im Oktober und sogar noch im November registriert werden, weshalb schon vor einigen Jahren Verhaltensmaßregeln und Ratschläge für Finder und Tierärzte publiziert wurden (PODUSCHKA et al., 1977). Auch in der Tschechoslowakei werden nach KRATOCHVIL (1975) von der Mutter bereits getrennte und damit selbständig lebende Jungigel noch im Dezember (leider fehlen genauere Datumsangaben) angetroffen. Da sich Jungigel gewöhnlich spätestens im Alter von sechs Wochen von der Mutter trennen, bedeutet dies, daß diese in der ČSSR im Dezember angetroffenen Tiere frühestens Ende Oktober geboren wurden. Aufgrund des maritimen Klimas sind entsprechende Vergleiche mit der Igelpopulation Englands nur mit Vorsicht zu ziehen, doch stellte man in den letzten Jahren auch dort Würfe im Oktober fest (REEVE, pers. Mitt.).

Es kann heute natürlich nicht mehr festgestellt werden, ob es nicht auch schon zur Zeit der älteren Publikationen, also vor rund 50 Jahren, Spätwürfe gab, oder ob sie damals bloß nicht bemerkt bzw. nicht gemeldet worden sind. Aus diesem Grunde ist bisher das derzeit so auffällige Phänomen der Spätwürfe noch nicht als Änderung des früheren Reproduktionsmodus des Igels in Mitteleuropa gedeutet worden. Sicher sind die fortpflanzungsphysiologischen Arbeiten von ALLANSON (1934) und DEANSLEY (1934) für die dreißiger Jahre anzuerkennen, sie treffen aber heute – zumindest in Mitteleuropa – nicht mehr zu. Hier ist eine Änderung eingetreten, für die eine Erklärung gesucht werden muß. Am naheliegendsten ist es, diese in einer Klimaänderung zu vermuten.

Von einer wirklichen Klimaänderung kann man nur dann sprechen, wenn Veränderungen der klimatischen Gegebenheiten o h n e spätere Gegenläufigkeit weitergehen. Geschehen diese Änderungen für eine befristete Zeit – die verschieden lang sein kann –, hat man es nur mit einer Klimaschwankung zu tun (WAGNER, 1940). Prinzipiell gehen solche Schwankungen nicht überall konform vor sich: Erwärmungen oder

Abkühlungen hat es in Teilgebieten von Europa wiederholt gegeben, während gleichzeitig in anderen Gebieten entgegengesetzte Klimaschwankungen verzeichnet wurden.

Wie im übrigen Europa ist auch in Mitteleuropa und in Fennoscandia eine generelle Erwärmung zu verzeichnen, die aber seit etwa 1950 bereits wieder eine rückläufige Tendenz zeigt, womit eine tatsächliche Klimaverschiebung bzw. endgültige Änderung verhindert wird (RUDLOFF, 1967). Solche Schwankungen gehen jedoch keineswegs zwangsläufig innerhalb des Jahresablaufs gleichmäßig vor sich, sie können jahreszeitlich nicht nur unterschiedlich, sondern auch konträr sein.

Seit 1926 gab es in fast ganz Europa im Herbst übernormale Temperaturen, besonders stark nicht nur in den Jahren zwischen 1934 und 1938, in welchen die Vegetationsperiode durchschnittlich um 20 Tage länger war, sondern auch zwischen 1953 und 1962. Daß die oben erwähnte neue rückläufige Tendenz nicht gleichmäßig vor sich geht, wird dadurch bewiesen, daß zwar ab 1963/64 wieder ein leichtes Sinken des Jahresmittels einsetzte, dieses sich aber nicht auf die Herbsttemperaturen auswirkte: So war der Oktober 1965 in den Alpen und im Schwarzwald der sonnigste seit Beginn der vorhandenen (klimatologischen) Meßzeiten.

Nach den Untersuchungen von RUDLOFF (1967) war auch in unserem österreichischen Untersuchungsgebiet und darüber hinaus zwischen 1901 und 1962 ein ziemlich einheitlicher Temperaturanstieg mit dem Höhepunkt in den fünfziger Jahren festzustellen. Für unsere Hypothese der dadurch verlängerten bzw. erleichterten Lebensmöglichkeiten des Igels ist zusätzlich die ausdrückliche Betonung des Autors wichtig, daß auch n a c h den fünfziger Jahren zumindest die Herbsttemperatur in Österreich nicht absinkt.

In Weiterführung der Angaben von RUDLOFF haben wir die vorhandenen Meßwerte der Herbsttemperaturen von vier österreichischen Klimastationen verglichen, und zwar: Hohenau an der March (1922–1930 und 1948–1981), Neusiedl am See, Burgenland (1929–1934 und 1936–1981), Bad Gleichenberg, Steiermark (1930–1980), und Kremsmünster, Oberösterreich (1901–1980). Die drei erstgenannten Stationen liegen im Verbreitungsgebiet von *Erinaceus concolor roumanicus*, die vierte, Kremsmünster, in einem Gebiet, das auch die andere Art beherbergt (BAUER, 1976). Die Ergebnisse bestätigen RUDLOFFS allgemein gehaltene Angaben und lassen erkennen, daß im östlichen Österreich die Herbsttemperaturen etwa gleichgeblieben sind. Die Winterwerte scheinen allerdings leicht abzusinken.

Die Verlängerung des milden Herbstwetters bedeutet natürlich eine längere Vegetationsperiode und damit verlängerte Aktivitätsperioden für niedere Tiere und Insekten, die dem Igel als Beute dienen. Wie bei anderen, fortpflanzungsbiologisch dem Jahresablauf unterworfenen Wirbeltieren ist auch beim Igel anzunehmen, daß nicht nur die Photoperiodik einen Einfluß auf die Gonadentätigkeit ausübt, sondern auch eine erhöhte Umgebungstemperatur. Wir konnten nämlich wiederholt feststellen, daß in Gefangenschaft in geheizten Räumen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

überwinterte Igel nicht den normalen Fortpflanzungsrhythmus zeigen, sondern während der gesamten kalten Jahreszeit paarungswillig und zeugungsfähig bleiben. In solchen Fällen beginnt die Geschlechtsreife der Igel nicht wie üblich mit acht Monaten, sondern schon mit fünf. Das heißt wir hatten Igelgeburten in Gefangenschaft schon im Dezember und Jänner. Ob dieses „unnatürliche" Wärmeangebot zusammen mit erhöhtem Stoffwechsel und Gewichtszunahme auch einen Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Jungen ausübt – wie es von anderen Kleinsäugern berichtet wird –, wurde bei Erinaceinen noch nicht untersucht. Bei Nagern haben Laboratoriumsversuche ergeben (Literaturangaben bei Pistole und Cranford, 1982), daß bei verlängerter Photoperiode die Aktivität der Schilddrüse ansteigt und das Gewicht zunimmt. Die Untersuchungen von Hyvärinen und Heikura (1971) befaßten sich mit saisongebundenem Wachstum bei nordischen Spitzmäusen und Nagern innerhalb der normalen Photoperiodik, doch wurden leider nur Regelbedingungen und keine Ausnahmen aufgrund kurzfristiger Klimaschwankungen erarbeitet. Sealaner (1966) hingegen hat Zusammenhänge zwischen Umgebungstemperatur und dem Gewicht bei *Clethrionomys rutilus dawsoni* Merriam in Alaska festgestellt. In unserer Untersuchung wird das Phänomen der Photoperiodik nicht berührt. Wir möchten aber ausdrücklich darauf hinweisen, daß Gewichtsveränderungen durchaus nichts mit Gonadentätigkeit zu tun haben müssen. Es ist aber denkbar, daß ihre gegenseitige Beeinflussung durch ein kompliziertes endokrines Stimulus- und Rückkopplungssystem gesteuert wird.

Es ist jedenfalls eine Tatsache, daß der Igel auf die eingetretene Klimaschwankung und das dadurch verlängerte warme Herbstwetter seinerseits durch Verlängerung sowohl der Paarungs- als auch der Wurfperiode reagiert, wodurch die Spätwürfe zu erklären sind. Es bleibt den Spezialisten für andere heimische Wildtiere überlassen, das Vorkommen dieses Phänomens auch bei diesen zu untersuchen. Möglicherweise ist aber der Igel aufgrund seines phylogenetisch hohen Alters anpassungsfähiger geblieben als spezialisiertere, höher evoluierte Tiere.

Solange das warme Herbstwetter anhält und der Hauptbeute des Igels (Insekten, Gliedertiere, Würmer, Schnecken usw.) ihrerseits eine verlängerte Aktivität erlaubt, kommen die Herbstwürfe gut auf. Kritisch wird es jedoch für sie mit dem zuletzt meist schnell einsetzenden, kalten Wetter des Spätherbstes: Die Lebendbeute zieht sich zurück oder stirbt ab und die halbwüchsigen oder noch kleineren Igel finden nicht mehr genug Futter, um für das Überstehen des ersten Winterschlafes gerüstet zu sein. Exakte Zählungen sind naturgemäß nicht möglich, Schätzungen in verschiedenen Gebieten Mitteleuropas brachten ungleiche Ergebnisse (Heinrich, 1978; Göranson und Mitarb., 1976; Esser und Reichholf, 1980; Reichholf und Esser, 1981; Berthoud, 1982). Aufgrund der derzeitigen Häufigkeit der Spätwürfe und der durchschnittlichen Jungenzahl von vier bis sechs ist anzunehmen, daß alljährlich im

Spätherbst allein in Österreich zumindest Zehntausende von Jungigeln erfrieren bzw. verhungern.

Dies wird zu einem guten Teil durch ein merkwürdiges Verhalten junger Igel verursacht, das wir im Laufe der beiden letzten Jahrzehnte immer wieder feststellen konnten (PODUSCHKA, 1969; PODUSCHKA und PODUSCHKA, 1970): Gut genährte Igel ziehen sich rechtzeitig in ein geschütztes Winternest zurück und überstehen den Winterschlaf zumeist ohne Schwierigkeit. Ungenügend ernährte bzw. junge oder kranke Igel suchen hingegen weiterhin nach Nahrung und verschmähen es, sich vor den niederen Außentemperaturen und dem damit verbundenen verstärkten Wärmeverlust des Körpers (ein Igel gibt aufgrund seines nur schütteren Stachelbalges ungleich mehr Körperwärme ab als ein durch ein Fell geschütztes Tier) durch Zurückziehen in ein warmes Nest zu schützen. Der Drang nach Nahrung und damit nach Speicherung von Reservestoffen überwiegt also jenen nach Schutz vor äußerer Kälte.

Man kann festhalten, daß die Überlebenschancen der späten Zweitwürfe der letzten Jahrzehnte wohl sehr gering sind, um so mehr als nicht nur viele durch den gerade einsetzenden Zahnwechsel, sondern auch in halbverhungertem Zustand so geschwächt sind, daß sie mit dem für Igel üblichen Befall mit Endoparasiten (*Crenosoma, Capillaria,* Coccidien usw.) kaum fertig werden.

## B. Ausbreitung des Igels in Finnland

Zu diesem Thema gibt es drei Arbeiten, die das allmähliche Vordringen des Igels nach Norden anschaulich demonstrieren (KRISTOFFERSSON et al., 1966; KRISTOFFERSSON et al., 1977; KRISTIANSSON, 1981). Allerdings muß zuerst kritisch erörtert werden, ob die Ausweitung des Verbreitungsgebietes des Igels auf natürliche Weise vor sich ging, da die genannten Autoren der Meinung sind, daß der Igel in Finnland vom Menschen eingeführt und auch verbreitet wurde. Dazu ist prinzipiell festzuhalten, daß sich der Igel in einem Gebiet nicht halten könnte, in welchem er keine ihm gemäßen Lebensbedingungen finden kann. Dies ist aber in Süd- und Mittelfinnland der Fall.

Als Hauptargument für die Zweifel an der Meinung der genannten Autoren dient aber die Tatsache, daß ein von der finnischen Ostseeküste bis zum Ural reichendes, nicht unterbrochenes Vorkommen des Igels festgestellt werden konnte: Die sowohl von SIIVONEN (1968) als auch von KRISTOFFERSSON et al. (1977) eingezeichneten Funde entlang der jetzigen karelischen Grenze gehen nahtlos in das von HERTER (1933) und von WETTSTEIN (1941) angegebene Gebiet von *Erinaceus e. centralrossicus* (OGNEV, 1928) über (Fig. 1). Dadurch wird die genannte Annahme wenig überzeugend, daß der Igel nach Finnland vorwiegend oder sogar ausschließlich von den Ålandinseln oder aus Estland eingeführt worden wäre.

Dies wiederum wirft ein taxonomisches Problem auf, nämlich daß die Igel aus Finnland und aus Nordwestrußland verschiedenen Unterarten angehören, deren Populationen in Karelien aneinanderstoßen bzw.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

sympatrisch leben und daher – wie angenommen werden müßte – hybridisieren (vergl. PODUSCHKA und PODUSCHKA, 1983). KRÜGER (1969) hat aber sehr klar dargelegt, daß morphologisch zwischen den schwedischen, den nur etwas kleineren finnischen und den nordrussischen Igeln kein Unterschied besteht, daß also die Bezeichnung *E. e. centralrossicus* OGNEV als ein jüngeres Synonym von *E. e. europaeus* anzusehen wäre. OGNEV hatte „anscheinend keine schwedischen Igel zu Vergleichszwecken zur Hand, sondern verwendete MILLER's (1912) Angaben über englische Igel" (KRÜGER, 1969).

Da die bekannten Verbreitungsangaben für den nordrussischen Igel (HERTER, 1933; WETTSTEIN, 1941) nie in Frage gestellt wurden, besteht wenig Grund zur Annahme, daß der Igel nach Finnland tatsächlich vorwiegend durch den Menschen eingeführt worden wäre. Im Gegensatz zu KRISTOFFERSSON et al. (1966), KRISTOFFERSSON et al. (1977) und KRISTIANSSON (1981) schließt allein KRÜGER (1969) die Möglichkeit einer Einwanderung über die karelische Landbrücke nicht aus, lehnt aber auch HERTERS Theorie (1934, 1952*) strikt ab, nach welcher der Igel während der warmen Ancylus- und Litorina-Zeit den Bottnischen Meerbusen umwandert und von Finnland aus weit nach dem Osten vorgedrungen wäre. Leider scheinen keine entsprechenden Verbreitungsarbeiten über den Igel in Rußland vorzuliegen.

Als sich KRISTIANSSON (1981) dafür entschied, die Verbreitung des Igels in erster Linie auf menschliche Einbürgerung in Fennoscandia zurückzuführen, stützte er sich auf beantwortete Fragebogen und auf seine Meinung, daß sich der Igel meist bei menschlichen Siedlungen aufhalte. Diese Behauptung ist bedenklich: Auch wenn der Igel im Laufe der Zeit zum Kulturfolger geworden wäre – was wiederum für seine Anpassungsfähigkeit spräche –, so war und ist er doch ein Wildtier, das durchaus ohne den Menschen und die von ihm geschaffene Kulturlandschaft leben kann, wie sein Vorkommen in menschenleeren Gegenden zeigt, bzw. als es noch lange keine Menschen gab. Er muß demnach sehr wohl fähig sein, in Landstrichen zu wohnen, wo er weder von Menschen abhängt noch von diesen gefunden wird. Wenn also laut KRISTIANSSONS Fragebögen Igel am häufigsten aus von Menschen besiedelten Gebieten gemeldet wurden, sagt dies im Grunde wenig über ihre tatsächliche Verbreitung aus. Immerhin sind aber die von den genannten Autoren publizierten Verbreitungskarten insofern von enormem Wert, als sie aussagen, daß praktisch das gesamte mittelfinnische (und teilweise ostmittelschwedische) Gebiet sehr dicht mit Igeln besiedelt ist.

## C. Die Klimaschwankung in Fennoscandia

Schon KALELA (1944) hat für die Ausbreitung von Tieren in Skandinavien klimatische, „kosmische" Fakten vermutet, dabei aber vorwiegend an die Auswirkungen auf Pflanzenfresser gedacht. Nach ihm

---

KRÜGER gibt als Publikationsjahr für die These HERTERS das Jahr 1952 an; tatsächlich wurde sie jedoch von HERTER schon 1934 publiziert.

gab es seit Mitte des vorigen Jahrhunderts eine sehr auffällige Ausbreitung südlicher Tierarten, die er mit dem „allgemein bekannten Temperaturanstieg" in Zusammenhang bringt (vergl. RUDLOFF, 1967). KALELA (1944) weist auf die Seltenheit der analysierten Fälle von Ausbreitungsbewegungen der Säuger und Vögel hin und postuliert daher, daß nicht nach „Regeln" oder „Ausnahmen" gesucht, sondern möglichst vielseitiges Material zur späteren Bearbeitung des Gesamtproblems dargestellt werden sollte. Es sei noch erwähnt, daß über Faunenveränderungen in Schweden eine Arbeit von CURRY-LINDAHL (1960) vorliegt.

KALELAS oben erwähnte Forderung wird nun in der vorliegenden Arbeit am Beispiel des Igels befolgt. Wir sind der Meinung, daß die Ausbreitung des Igels nach Norden in den letzten Jahrzehnten wenigstens in Finnland durch eine Klimafluktuation zum Wärmeren begünstigt worden ist. Sie brachte eine länger anhaltende Aktivität der Insekten- und Gliedertierbeute des Igels und erschloß ihm damit ein neues Besiedelungsgebiet bzw. eine „neue geographische Nische", die er wohl jeweils so weit nach Norden ausdehnt, wie es das rauher werdende Klima erlaubt.

Deutliche Klimafluktuationen aus geologischer, praehistorischer und historischer Zeit Skandinaviens sind bekannt. Besonders aus dem späten 19. Jahrhundert sind deutliche Klimaverbesserungen gemeldet worden: Wurde das gesamte Klima schon ab 1850 mehr und mehr maritim, erfolgte später, besonders im Frühling und im Herbst, eine jährliche Temperaturzunahme, welche die Vegetationsperiode verlängerte. Eine weitere Erwärmung wurde ab 1920 festgestellt. War bisher der Temperaturanstieg im März/April und von September bis November gering gewesen, stieg er ab 1920 stark an (JOHANNESSEN, 1970). Allerdings scheint der Höhepunkt dieser Entwicklung auch in Fennoscandia bereits wieder erreicht zu sein: Die Winter werden seit 1931–1935 wieder kälter, ebenso die Sommer (seit 1936–1940). In Schweden mit seinem mehr maritimen Klima erfolgte der Temperaturanstieg bereits zwischen 1901 und 1903 (GISLÉN und KAURI, 1959). Wir können also eine ungefähr ähnliche, in Hinblick auf die Abkühlung des Winters etwas schnellere Entwicklung als in Mitteleuropa registrieren.

TERHIVUO (1981) berichtet allerdings, daß trotz dieser Klimaverbesserung keine größere Expansion der finnischen Amphibien und der nordeuropäischen Reptilienfauna stattgefunden habe, obwohl dies bei vielen – leider nicht näher angegebenen – Vögeln und Säugern der Fall gewesen wäre.

Nun gab es nach KRÜGER (1969) im 18. Jahrhundert in Finnland keine Igel, wohl aber in Schweden. Entspricht diese Meldung den Tatsachen, war es zu dieser Zeit in Finnland – im Gegensatz zu Schweden – noch zu kalt. Dies würde der Meldung von JOHANNESSEN (1970) entsprechen, der über maritimes Klima in Schweden zu dieser Zeit, nicht aber in Finnland schrieb. Wieweit unsere Unkenntnis über das Vorhandensein des Igels in Karelien und weiter östlich auf Tatsachen oder bloß auf dem Fehlen entsprechender Untersuchungen beruht, ist schwer festzustellen. Man wird kaum annehmen können, daß auch der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nordwestrussische Igel willkürlich von Menschen in sein heutiges russisch-karelisches Verbreitungsgebiet und von dort nach Südostfinnland gebracht worden wäre, um sich nahtlos an das Wohngebiet der angeblich in rezenter Zeit aus dem Westen und aus Estland gebrachten Igeln anzuschließen.

## D. Physische Besonderheiten mittelfinnischer Igel

Beim Studium der mittel- und südfinnischen Igelschädel fiel auf, daß besonders die Igel aus dem nördlichsten Verbreitungsgebiet (rund um Oulu) alle kleiner sind als der Durchschnitt der mitteleuropäischen Exemplare, was auch Krüger (1969) erwähnt hatte. Wir müssen aber darauf hinweisen, daß in der im Museum Helsinki aufbewahrten Schädelsammlung Krügers ausschließlich solche aus dem Würzburger Raum sind, die er für seine Vergleiche heranzog. Sie sind jedoch durchaus nicht als Prototypen westeuropäischer Igel und nicht einmal als besonders große Tiere anzusehen (vergl. Tab. 1).

Bei einem Teil des Schädelmaterials aus Oulu sind die als Muskelansatz dienenden *Cristae* nur schwach oder überhaupt nicht entwickelt (Abb. 1), was auf schwache Muskelentwicklung schließen läßt. Auch Asymmetrie der Schädel und Fehlen der ersten Praemolaren* (Abb. 2) sind verhältmismäßig häufig. Der Schädel Nr. 10.269 aus der Sammlung Oulu zeigt hochgradige Osteoporose (Abb. 3 und 4). Hingegen ist die Anlage einer Doppelkrone bei einem $I^2$ nur als unspezifische Mißbildung anzusehen (Abb. 5).

Die Erklärung für die besonders geringe Größe der finnischen Igel rund um Oulu liegt auf der Hand: Bereits im September setzt in Mittelfinnland Frost ein, der Igel ist also gezwungen, seinen Winterschlaf weit früher anzutreten als weiter südliche lebende Artgenossen. Trotz der Reduktion der Körperfunktionen während des Winterschlafes ist durch dessen lange Dauer in Finnland eine größere Belastung des Körperhaushaltes gegeben, die durch die unverhältnismäßig kurze warme Jahreszeit dieses Landes nur mangelhaft ausgeglichen werden kann.

Krügers Meldung (1969), daß für die finnischen Igel die von ihm „langschmal" genannten Nasalia und die geringe intraorbitale Breite charakteristisch wären, möchten wir mit Vorsicht behandeln: Form und Ausdehnung der Nasalia variieren bei allen Erinaceinen derartig stark, daß sie kaum als Kriteria anzusehen sind. Die Interorbitalbreite hingegen ist bei den finnischen Igeln nur relativ kleiner als bei anderen Artgenossen (vergl. Tab. 1).

Beim Studium der Sammlungen in Helsinki und in Oulu fiel auf, daß praktisch alle Schädel adulter Igel Ablagerungen von supragingevalem (weißlichem) Zahnstein zeigen. Je älter die Tiere waren, desto häufiger ist auch der subgingevale (schwarze) Zahnstein, zumeist am $M^2$ (Abb. 6). Mohr (1939) beschreibt das Phänomen des Zahnsteins beim Igel ebenso

---

Die vieldiskutierte Frage, welcher Praemolar im Laufe der Phylogenie der Eutheria verlorenging, soll hier vermieden werden: Wir schließen uns Clemens (1979) an und bezeichnen die beim rezenten Igel tatsächlich vorhandenen Praemolaren mit $P^1$, $P^2$ und $P^3$.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

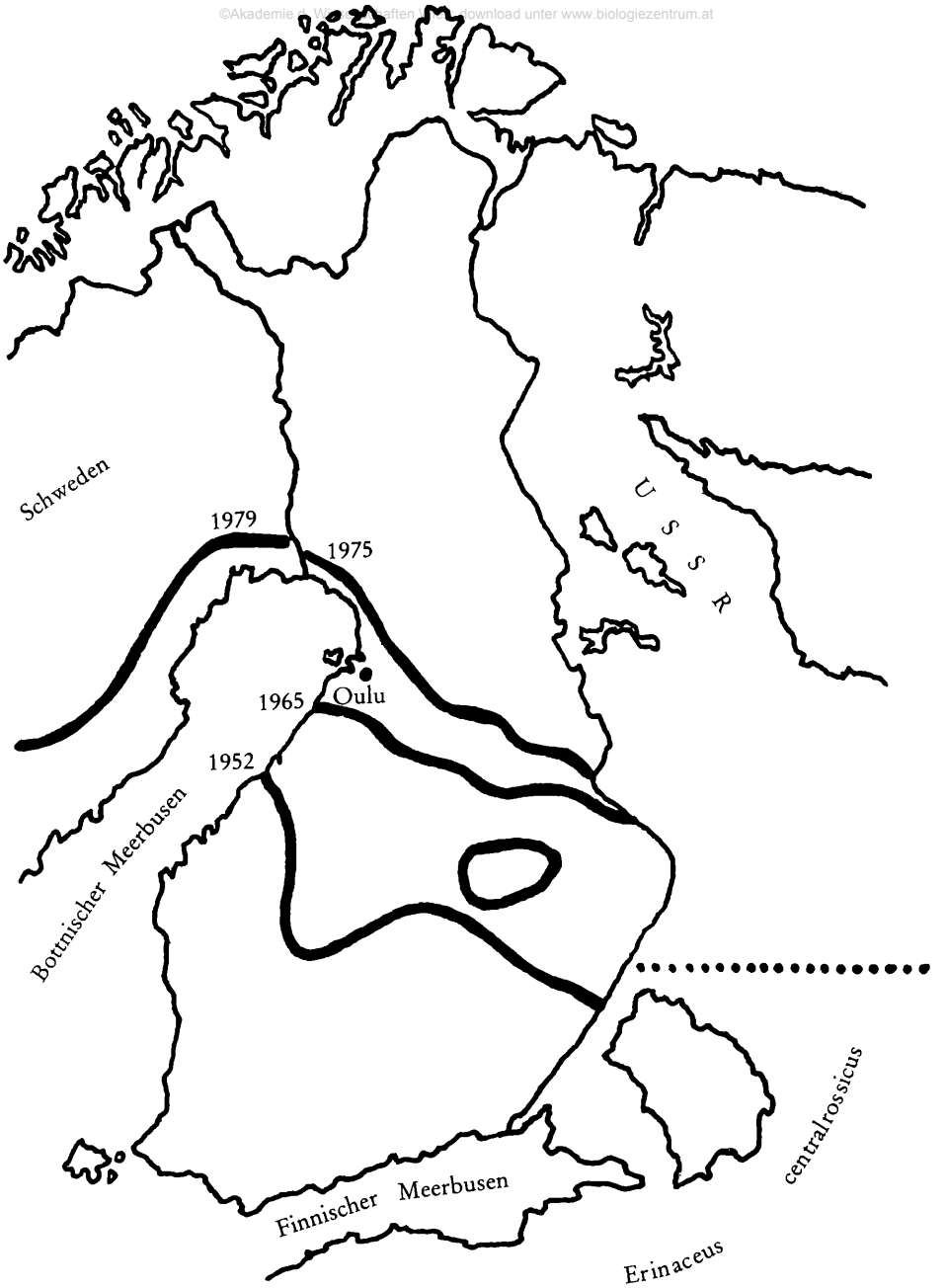



Fig. 1: Ungefähre nördliche Verbreitungsgrenzen des Igels für die Jahre 1952, 1965, 1975 und 1979. Umzeichnung der Verbreitungskarten von WETTSTEIN (1941), KRISTOFFERSSON et al. (1977) und KRISTIANSSON (1981). Beachte, daß die im Jahr 1941 von WETTSTEIN für die nördliche Verbreitungsgrenze von *Erinaceus e. centralrossicus* angegebene punktierte Linie bereits nördlicher an die südostfinnische Grenze stößt als die von anderen Autoren für das Jahr 1952 angegebene Nordgrenze des Igels in Finnland.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 1: Glatte Innenseite des rechten Ramus der Mandibula. Von den bei WOLFF (1976) erwähnten Kanten oder *Cristae* ist nichts zu bemerken.

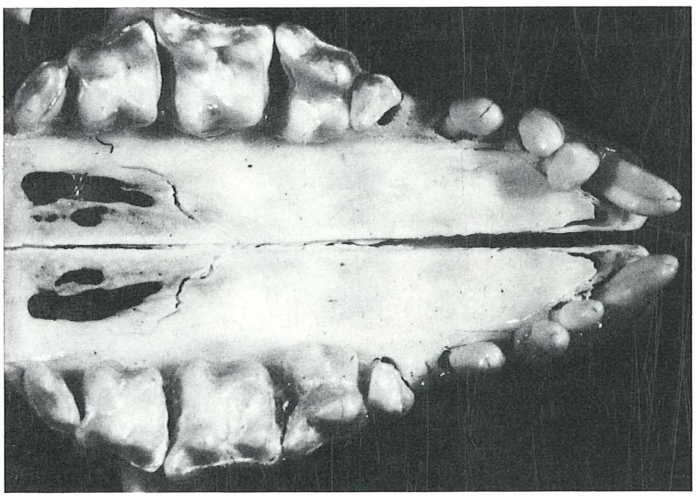
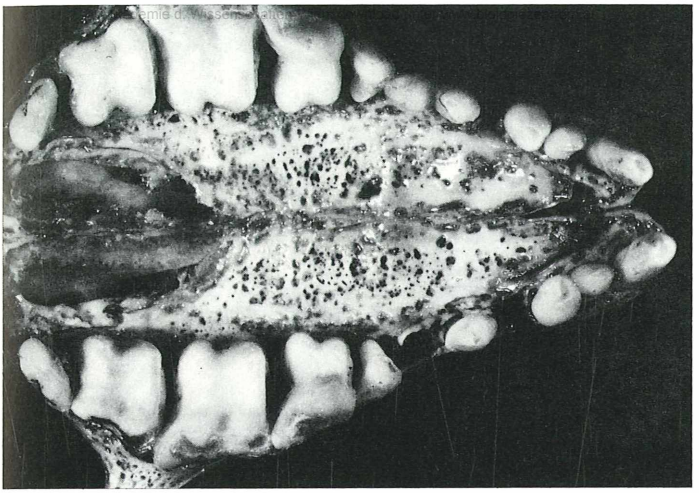


Abb. 2: Nicht angelegte $P^1$: An der Stelle der entsprechenden Alveole ist keine sekundäre Knochenbildung festzustellen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



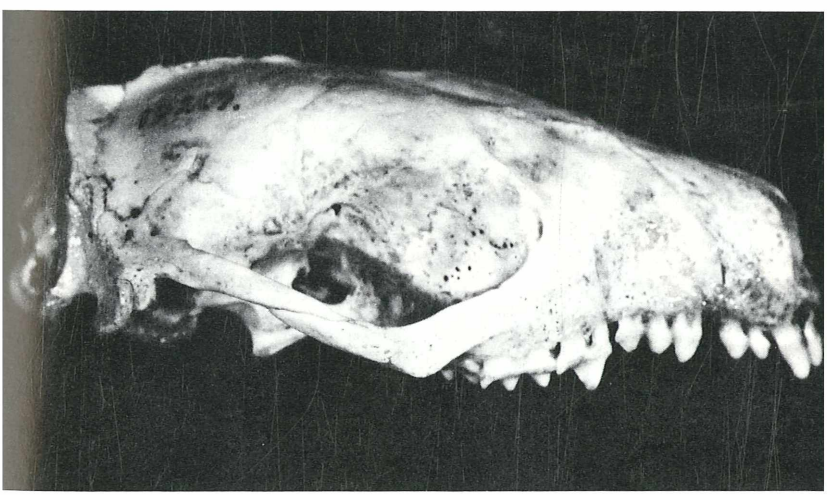


Abb. 3 und 4: Offensichtlicher partieller Knochenschwund ist nicht nur an Deckknochen zu sehen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

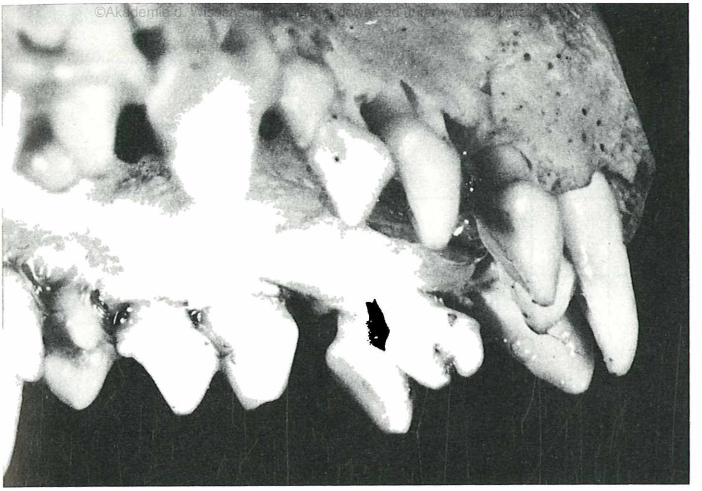


Abb. 5: $I^2$ links mit doppelter Zahnkrone.

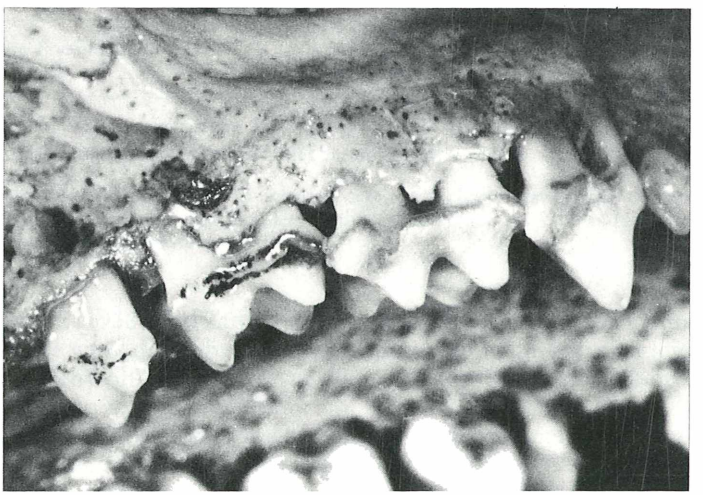


Abb. 6: Subgingevaler (schwarzer) Zahnstein am $M^2$ und $M^3$ sowie supragingevaler (weißlicher) an $M^1$ und $P^3$.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

| | Oulu n = 12 | | Südliches Finnland n = 55 | | Würzburg n = 12 | | Mittel- und Westeuropa n = 20 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | x | | x | | x | | x | |
| Condylobasallänge | 10 | 52,73 | 47 | 53,43 | 12 | 55,99 | 20 | 59,01 |
| Basallänge | 10 | 50,05 | 47 | 50,27 | 12 | 52,73 | 20 | 56,02 |
| Größte Schädelkapselbreite | 9 | 30,66 | 55 | 31,24 | 12 | 32,32 | 20 | 34,15 |
| Zygomatische Breite | 8 | 31,6 | 55 | 32,57 | 12 | 34,54 | 17 | 35,47 |
| Kleinste Interorbitalbreite | 9 | 14,46 | 43 | 14,14 | 12 | 14,6 | 20 | 14,71 |
| Obere Zahnreihe | 11 | 20,75 | 54 | 20,95 | 12 | 21,1 | 20 | 21,49 |
| Obere Praemolaren + Molaren | 11 | 18,49 | 53 | 18,7 | 12 | 19,06 | 19 | 19,36 |
| Symphyse – Proc. articularis | 12 | 39,46 | 55 | 40,07 | 12 | 41,61 | 18 | 43,99 |
| Untere Zahnreihe | 10 | 19,15 | 55 | 19,22 | 12 | 20,17 | 16 | 20,64 |
| Untere Praemolaren + Molaren | 10 | 16,77 | 55 | 16,96 | 12 | 17,79 | 16 | 18,25 |

n = Zahl der jeweils vermessenen Schädel aus den vier Gruppen
x = Zahl der innerhalb der Gruppen meßbaren Einzelparameter

Tab. 1: Gegenüberstellung von 10 Schädelmassen (Durchschnittswert aus der jeweiligen n-Zahl) der Igel rund um Oulu, aus dem südlichen Finnland, aus Würzburg und aus dem südlichen Mittel- und Westeuropa.

wie HERTER (1938) und ZUHRT (1958). KRISTOFFERSSON (1971) hingegen untersuchte wohl die Gebisse von 103 finnischen Igeln, gab aber leider bei seiner gleichwohl auf Altersbestimmung gerichteten Arbeit keine Angaben über Zahnsteinbildung.

In Tab. 1 wurden nur solche Schädel aufgenommen, die wenigstens eine der beiden Zahnsteinarten zeigten und bei denen die Condylobasal-Länge der größte Wert ist, die also auch durch die endgültige Streckung der Schädelbasis als ausgewachsen angesehen werden können. Ist letzteres nämlich nicht der Fall, liegt der Meßpunkt zur Feststellung der größten

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Schädellänge des Igels am caudal noch ausgebeulten Supraorbitale und nicht, wie bei adulten Tieren, an den Condylen.

Als Meßstrecken wurden 11 Parameter herangezogen. Die unterschiedliche Zahl der einzelnen Meßstrecken (x) ergab sich durch gelegentliche Beschädigung der entsprechenden Schädelteile.

Tabelle 1 bringt Mittelwerte aus vier verschiedenen Igelpopulationen:

1. Die 10 der insgesamt 17 in Oulu befindlichen Schädel, die nach den oben genannten Kriterien als adulten Tieren zugehörig erkannt worden waren.

2. 33 der insgesamt 74 Schädel aus der Sammlung des Zoologischen Museums in Helsinki, von Igeln des süd- und mittelfinnischen Raumes.

3. 12 Schädel aus Würzburg, die in Krügers Sammlung in Helsinki zu finden waren. Da unsere Maße mit den von Krüger angegebenen übereinstimmen, handelt es sich um das für seine Publikation (1969) verwendete Material. Allerdings benützte er davon nur 11.

4. 20 Schädel aus dem westlichen Österreich (also ausschließlich *Erinaceus europaeus),* aus der Schweiz, Frankreich und Spanien. Sie sollen als Beweis dienen, daß die von Krüger verwendeten Schädel aus Würzburg keineswegs als besonders groß anzusehen sind, und geben zusätzlich Ansatz zu weiter unten angeführten Überlegungen.

Vergleicht man diese vier Gruppen, ergibt sich ein klares Bild: Die nördlichsten finnischen Igel (rund um Oulu) sind etwas kleiner als ihre südlicheren finnischen Artgenossen, die aber ihrerseits deutlich kleiner als jene aus Würzburg sind. Die noch weiter südlichen und westeuropäischen Igel sind jedoch beträchtlich größer als die anderen drei Gruppen.

Bei Vergleich der Schädel von Oulu mit jenen aus Südfinnland fällt auf, daß als einzige Werte die der Schädelkapselbreite und die der kleinsten Interorbitalbreite bei den Schädeln aus/um Oulu höher sind. Dies bedeutet eine Verbreiterung bzw. Ausbauchung der Schädelkapsel bei geringerer Gesamtlänge des Schädels bzw. eine gewisse Kurzköpfigkeit.

Aufgrund ihres extrem nördlichen Vorkommens sind die Igel aus der Umgebung von Oulu wohl als Kümmerpopulation anzusehen. Trotzdem läßt die generell zu bemerkende Größenzunahme nach Süden die Überlegung zu, ob die Kümmertendenz schon nördlich des Gebietes der morphologisch größten Igel beginnt und ihn damit als ein Tier eher warmer Gebiete ausweist oder ob die Bergmannsche Regel für Kleinsäuger nicht zutrifft (Bauer, pers. Mitt.) und damit auch nicht für den europäischen Igel.

Die Maße der hier ausschließlich als Vergleich gedachten 4. Gruppe sollen natürlich keinen Beweis für eine linear verlaufende Vergrößerung von Norden nach Süden bieten: Dazu wäre die geringe n-Zahl nicht aussagekräftig genug, und zweitens spielen hier offenbar die absolute Meereshöhe bzw. damit zusammenhängende Klimaeinwirkungen eine Rolle. Die größten, von uns vermessenen Igel stammen nämlich aus der Schweiz. Sieben weitere lebten in Spanien; ihre Durchschnittswerte liegen

zwar in allen Parametern sehr deutlich über jenen der Igel aus Würzburg (und natürlich aus Finnland), jedoch geringfügig unter den Durchschnittswerten der gesamten 4. Gruppe. Dies ist vermutlich eine Parallele zum bisher ungelösten Fragenkomplex der Großformen von *Erinaceus concolor,* nämlich *E. bolkayi* Martino, 1930, und *E. drozdovskii* Martino, 1933 (DULIĆ und MIRIĆ, 1967).

Die geringe Größe der nördlichsten finnischen Igel zeigt, daß wir nun erstmalig auch bei einem echten Winterschläfer eine Parallele zu den Befunden von STEIN (1950, 1959) haben, wonach ein anderer Insektenfresser, *Talpa europaea,* unter schlechten Lebensbedingungen kleinwüchsige Populationen hervorbringt. SPITZENBERGER (1980) berichtet von ähnlichen Erscheinungen bei *Talpa europaea, Sorex araneus* und *Sorex minutus* in deren nördlichen Verbreitungsgebieten. Die Bergmannsche Regel trifft also tatsächlich bei den genannten Insektivoren nicht zu. Für ihre Problematik bei Kleinsäugern im allgemeinen spricht wohl am deutlichsten die Tatsache, daß die größte Subspecies des Eichhörnchens, *Sciurus vulgaris meridionalis*, in Calabrien (Süditalien) vorkommt. Auch das weist darauf hin, daß die Kausalbeziehung zwischen Körpergröße und Klima sehr unklar ist, da offentlichtlich mehrere noch nicht ganz verstandene Faktoren im Spiel sind (STARCK, pers. Mitt.).

Zum Schluß dieses Kapitels soll bemerkt werden, daß sich bei allen in Oulu befindlichen Bälgen auch eine Färbungsvariante zeigt: Im auffallend dichten, braunen Bauchhaar (wohl eine Folge des kalten Klimas in dieser Region*) heben sich zahlreiche eisengrau wirkende Haare sehr deutlich ab. Genau genommen, ist also die Vernakulärbezeichnung „Braunbrustigel" nur bedingt richtig. Es muß aber zugegeben werden, daß alle finnischen Igel rund um den Stachelbalg einen deutlich sichtbaren Ring ausschließlich brauner Haare zeigen.

## Ergebnisse

Daß der phylogenetisch so alte Igel bis heute überleben konnte, ist zum Großteil auf seine anpassungsfähige und unspezialisierte Lebensweise zurückzuführen, die ihn ökologische Nischen jedweder Art nützen läßt. Er ist imstande, seine mangelnde Körperisolation durch das Ausweichen in den hochspezialisierten Winterschlaf auszugleichen, womit er zusätzlich die Nahrungsarmut unserer Winter vermeidet. Diese seine Adaptationsfähigkeit zeigt er indessen auch in den Tropen, in welchen dort lebende Igel die nahrungsarmen trockenen Sommer verschlafen.

Aufgrund der in den Karten von HERTER (1933), WETTSTEIN (1941) und SIIVONEN (1968) aufgezeigten lückenlosen Igelbesiedelung vom Ural bis nach Finnland und Schweden erscheint uns die Behauptung, daß der Igel in Finnland hauptsächlich durch den Menschen über die Ålandinseln

---

Vereinzelt kommt dichtes, langes und wie seidig wirkendes Haar auch bei *Erinaceus concolor roumanicus* aus dem Wiener Raum vor. Es dürfte sich hier allerdings um eine individuelle, nicht klimatisch bedingte Behaarungstype handeln.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und aus Estland eingebürgert worden sei, unglaubhaft. Ohne zahlreiche Verschleppungen und Einbürgerungen von Igeln abstreiten zu wollen, dürfte die Hauptverbreitung doch auf natürlichem Wege vor sich gegangen sein: Der Igel stieß in das im Herbst wärmer werdende Gebiet nach Norden vor, wie es durch die schönen Verbreitungskarten aus den Jahren 1952, 1964/65 (Kristoffersson et al. 1966) und 1975 (Kristoffersson et al., 1977) so anschaulich demonstriert wird.

Dieses Vordringen des Igels in Finnland in geographisch neue, ihm durch die Klimaverbesserung erschlossenen Gebiete ist eine Parallelerscheinung zu den in den letzten Jahrzehnten registrierbaren Spätwürfen der Igel in Mitteleuropa: Beides ist im Grunde eine Adaptation an veränderte Umweltbedingungen. Allerdings sind beiden Expansionen (die eine zeitlich, die andere geographisch) Grenzen gesetzt: Durch die verlängerte und daher erschwerte Winterschlafperiode in Finnland wird besonders gegen die Nordgrenze des heutigen Verbreitungsgebietes zu eine vermutlich nicht sehr lebenskräftige Kümmerpopulation erzeugt, während in Mitteleuropa der schnell hereinbrechende Winter dem Leben der zu spät geborenen Jungigel wohl in den meisten Fällen ein Ende setzt.

Es ist aber bemerkenswert, daß eine Klimaschwankung in so wenigen Jahrzehnten nicht nur eine geographische Ausdehnung nach Norden erlaubt, sondern auch die Fortpflanzungsperiode eines so archaischen Tieres, dessen biologischen Rhythmus man wohl starrer gedacht hätte, verlängern konnte. Es bleibt nun abzuwarten, wie sich das Herbstwetter in den nächsten Jahrzehnten gestalten wird. Setzt auch im Herbst jene im Sommer und im Winter bereits eingetretene Abkühlung ein, wird sich dies in Finnland durch einen Rückzug des Igels in südlichere, wärmere Landstriche zeigen bzw. in einer Schrumpfung seines Verbreitungsgebietes. In Mitteleuropa hingegen würde dem Auftreten von Spätwürfen beim Eintreten der zu erwartenden Klimaverschlechterung im Herbst dadurch gesteuert werden, daß es aufgrund der wieder verkürzten Wärmeperiode und der dadurch beeinflußten Gonadentätigkeit gar nicht mehr zu den durch eine verlängerte Paarungsperiode ausgelösten Spätwürfen kommen wird.

## Zusammenfassung

Die von mehreren Autoren berichtete Ausbreitung des Igels nach Mittelfinnland in den letzten Jahrzehnten gab Anlaß zur Beantwortung der bisher ungelösten Frage, wieso in Mitteleuropa in den letzten 20 Jahren eine steigende Zahl von Spätwürfen im Herbst zu verzeichnen ist: Beide Phänomene wurden durch eine Klimaschwankung (besonders Erwärmung des Herbstwetters) etwa seit Beginn unseres Jahrhunderts sowohl in Fennoscandia als in Mitteleuropa ausgelöst.

Aufgrund des zusammenhängenden Besiedlungsgebietes des Igels vom Ural bis inklusive Südostfinnland wird die These, daß der Igel nach Finnland ausschließlich vom Menschen über die Ålandinseln und Estland eingeführt worden sei, zurückgewiesen.

Zusätzlich wurden Schädel der nördlichsten Igel Finnlands mit solchen aus Südfinnland, Würzburg und weiteren mittel- und westeuropäischen verglichen. Die ersteren wurden als klimabedingte Kümmerpopulation erkannt; bei den anderen Gruppen wurde ein deutlicher, südwärts gerichteter Trend zur Vergrößerung erkannt.

## Summary

Several authors stated a continous spreading of the hedgehog to middle Finland. The search for the cause yielded also the solution of the question concerning the increasing occurence of litters in late fall in Middle Europe. Both phenomena obviously were caused by a climatic fluctuation to the warmth (especially in the fall), having started at the begin of our century already.

Considering the uninterrupted distribution of the hedgehog from the Ural to South Eastern Finland via the Carelian land bridge, the theory is rejected that the hedgehog was brought to Finland via the Aland Islands and Estonia intentionally and exclusively by man only.

Additionally, the skeletal material of the northernmost Finnish hedgehogs was compared with Southern Finnish material, a sample from Würzburg (Germany), as also one from Middle and Western Europe: The first group was considered to be a starveling population, with the others a general trend to increase from north to south could be indicated.

### Danksagung

Größten Dank schulden wir der Stiftung Volkswagenwerk für die Ermöglichung unserer vergleichenden Insektivorenforschung. Die Österreichische und die Finnische Akademie der Wissenschaften halfen in dankenswerter Weise im Rahmen ihres reibungslosen Austauschprogramms. Sehr herzlich haben wir Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. D. Starck (Frankfurt a. M.) und Herrn Dr. P. J. H. van Bree (Instituut voor taxonomische Zoölogie, Amsterdam) für die konstruktive Beratung anläßlich der Durchsicht des Manuskriptes sowie Herrn Prof. Dr. F. Schaller (Universität Wien) zu danken.

Herrn Dr. K. Heikura (Universität Oulu) haben wir nicht nur für die Ermöglichung der Arbeit im Museum Oulu, sondern auch für die von ihm und seinem Kollegen Dr. S. Sulkava erwiesene Kameradschaft und für Hinweise auf lokale ökologische Gegebenheiten zu danken. Gleicherweise sind wir Frau Dr. Ann Marie Forsten (Zoologisches Museum Helsinki) für die spontane Hilfe bei der Bearbeitung des Materials in Helsinki verpflichtet. Herrn Dipl.-Ing. Dr. K. Bauer (Naturhistorisches Museum Wien) danken wir für die Verfügbarmachung des Skelettmaterials aus der Wiener Sammlung. Herr Dr. E. Rudel (Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, Wien) stellte in dankenswerter Weise die Temperaturdaten aus Österreich zur Verfügung. Herrn Dr. R. Swoboda (Institut für Pathologie der Veterinärmedizinischen Universität Wien) danken wir für Hinweise aus seinem Fachgebiet.

Anschrift der Verfasser:
Dr. Walter und Christl Poduschka, Forschungsstelle für Vergleichende Insektivorenkunde, 1140 Wien, Rettichgasse 12, Österreich.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

## Literatur


Allanson, M. (1934): The reproductive process of certain mammals. VII. Seasonal variation in the reproductive organs of the male hedgehog. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, *223:* 277–303.

Bauer, K. (1976): Der Braunbrustigel *Erinaceus europaeus* L. in Niederösterreich. Ann. Naturhistor. Mus. Wien, *80:* 273–280.

Berthoud, G. (1981): Les causes de mortalité chez le Herisson *(Erinaceus europaeus* L.) en Suisse. Econat, Yverdon: 1–31.

Clemens, W. A. (1979): Marsupialia. In: J. A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska & W. A. Clemens (edts.): Mesozoic Mammals, California Press, Berkeley: 192–20.

Curry-Lindahl, K. (1960): Changements de paysage et de Faune en Suède. La Terre et la Vie, *107:* 169–193.

Deansley, G. (1934): The Reproductive Processes of Certain Mammals. Part IV – The Reproductive Cycle of the Female Hedgehog. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B., *223:* 239–276.

Dulić, B., Mirić, D. (1967): Catalogos faunae Jugoslavia. Ljubljana.

Esser, J., Reichholf, J. (1980): Die Höhe der Igelverluste auf bayerischen Straßen. Akad. f. Natursch. u. Landwirtschaftspflege. Ber. 4, Dez. 1980.

Fiedler, K. (1981): Hormone als Informationsträger. In: Starck, D., Fiedler, K., Harth, P., Richter, J. (Herausg.): Biologie. Verlag Chemie, Weinheim, Deerfield Beech, Florida und Basel.

Gislén, T., Kauri, H. (1959): Zoogeography of the Swedish Amphibians and Reptiles with Notes on their Growth and Ecology. Acta Vertebratica, *1* (3): 197–397.

Göranson, G., Karlson, J., Lindgren, A. (1976): Igelkotten och biltrafiken. Fauna och Flora, *1* (1976).

Heinrich, D. (1978): Untersuchungen zur Verkehrsopferrate bei Säugetieren und Vögeln. Die Heimat, Neumünster, *85:* 193–208.

Herter, K. (1933): Gefangenschaftsbeobachtungen an europäischen Igeln II. Z. Säugetierkunde *8:* 195–218.

– (1934): Studien zur Verbreitung der europäischen Igel (Erinaceidae). Arch. f. Naturgesch., N. F., *3:* 313–382.

– (1938): Die Biologie der europäischen Igel. Monogr. d. Wildsäugetiere, *5.*

– (1952): Igel. Die neue Brehm Bücherei Leipzig. Schöps, Leipzig.

Hyvärinen, H., Heikura, K. (1971): Effects of age and seasonal rhythm on the growth pattern of some small mammals in Finland and in Kirkenes, Norway. J. Zool. (London) *165:* 545–556.

Johannessen, T. W. (1970): The Climate of Scandinavia: pp. 24–79. In: Wallén, C. C. (ed.): Climates of Northern and Western Europe, World Survey of Climatology, *5.*

Kalela, O. (1944): Zur Frage der Ausbreitungstendenz der Tiere. Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, *10:* 1–23.

Kratochvil, J. (1974): Das Stachelkleid des Ostigels. Acta Scient. Nat. Acad. Scient. Bohemoslov., Brno, *8* (NS): 1–12.

– (1975): Zur Kenntnis der Igel der Gattung *Erinaceus* in der ČSSR (Insectivora, Mamm.). Zool. Listy *24:* 297–312.

KRISTIANSSON, H. (1981): Distribution of the European hedgehog *(Erinaceus europaeus* L.) in Sweden and Finland. Ann. Zool. Fenn. *18:* 115–119.

KRISTOFFERSSON, R. (1971): A note on the age distribution of hedgehogs in Finland. Ann. Zool. Fennici, *8:* 554–557.

KRISTOFFERSSON, R., SOIVIO, A., SUOMALAINEN, P. (1966): The Distribution of the Hedgehog *(Erinaceus europaeus* L.) in Finland in 1964–1965. Ann. Acad. Scient. Fenn., ser. A. IV. Biologica, *102:* 1–12.

KRISTOFFERSSON, N., SOIVIO, A., TERHIVUO, J. (1977): The Distribution of the Hedgehog *(Erinaceus europaeus* L.) in Finland in 1975. Ann. Acad. Scient. Fenn., ser. A. IV. Biologica, *209:* 1–6.

KRÜGER, P. (1969): Zur Rassenfrage der nordeuropäischen Igel *(Erinaceus europaeus* L.). Acta zool. Fennica, *124:* 1–15.

MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. London.

MOHR, E. (1939): Altersabnützung und -schwund an Zähnen einiger einheimischer Kleinsäuger. Zool. Anz. 127: 217–222.

OGNEV, S. I. (1928): The mammals of Eastern Europe and northern Asia I. Moskau und Leningrad.

PISTOLE, D. N., CRANFORD, J. A. (1982): Photoperiodic Effects on Growth in *Microtus pennsylvanicus.* J. Mammal., *63:* 547–553.

PODUSCHKA, W. (1969): Ergänzungen zum Wissen über *Erinaceus europaeus roumanicus* und kritische Überlegungen zur bisherigen Literatur über europäische Igel. Z. Tierpsychol. *26:* 761–804.

– (1982): Zur Biologie des Igels – Bedrohungen, Schutzmaßnahmen und Überlebenschancen. Praxis d. Naturwiss. Biologie, *31:* 247–252.

PODUSCHKA, W., PODUSCHKA, Ch. (1970): Geliebtes Stacheltier. Landbuch-Verlag, Hannover, erw. 5. Auflage 1981.

– (1983): Kreuzungsversuche an mitteleuropäischen Igeln *(Erinaceus concolor roumanicus* B.-Hamilton, 1900 x *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758, Säugetierkundl. Mitt. (in Druck).

PODUSCHKA, W., SAUPE, E., SCHÜTZE, H.-R. (1977): Das Igel-Brevier. U. Speiser, Ebikon.

REICHHOLF, J., ESSER, J. (1981): Daten zur Mortalität des Igels *(Erinaceus europaeus)* verursacht durch den Straßenverkehr. Z. Säugetierk. *46:* 216–222.

RUDLOFF, H. v. (1967): Die Schwankungen und Pendelungen des Klimas in Europa seit dem Beginn der regelmäßigen Instrumenten-Beobachtungen (1670). Vieweg, Braunschweig.

SEALANDER, J. A. (1966): Seasonal variations in hemoglobin and hematocrit values on the northern red-backed mouse, *Clethrionomys rutilus dawsoni* (Merriam), in interior Alaska. Canadian J. Zool., *44:* 213–24.

SIIVONEN, L. (1968): Nordeuropas Däggdjur. Norstedt & Söners Förlag, Stockholm.

SPITZENBERGER, F. (1980): Sumpf- und Wasserspitzmaus *(Neomys anomalus* Cabrera 1907 und *Neomys fodiens* Pennant 1771) in Österreich. Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum, *9:* 1–39.

STEIN, G. (1929/30): Zur Kenntnis von *Erinaceus roumanicus* B.-Hamil. Zs. f. Säugetierkunde *4:* 282–286.

STEIN, G. H. W. (1950): Größenvariabilität und Rassenbildung bei *Talpa europaea* L. Zool. Jahrb. System., *79:* 321–448.

– (1959): Ökotypen beim Maulwurf, *Talpa europaea* L. (Mammalia). Mitt. Zool. Mus. Berlin, *35:* 3–43.

STIEVE, H. (1949): Zur Fortpflanzungsbiologie des Igels. Verh. Deutsch. Zool. Kiel, 1948: 253–256.

TERHIVUO, J. (1981): Provisional atlas and population status of the Finnish amphibian and reptile species with reference to their ranges in northern Europe. Ann. Zool. Fenn. *18:* 139–164.

WAGNER, A. (1940): Klimaänderungen und Klimaschwankungen. Die Wissenschaft, *92.* Vieweg, Braunschweig.

WOLFF, P. (1976): Unterscheidungsmerkmale am Unterkiefer von *Erinaceus europaeus* L. und *Erinaceus concolor* MARTIN. Ann. Naturhist. Mus. Wien, *80:* 337–341.

WETTSTEIN, O. v. (1941): Die Säugerwelt der Ägäis, nebst einer Revision des Rassenkreises von *Erinaceus europaeus.* Ann. Nat. Mus. Wien, *52:* 245–278.

ZUHRT, R. (1958): Zahnfleischerkrankung beim Igel als Todesursache. Zool. Garten (NF) *24:* 74–80.